Die Anatomie der Gattung *Arthrocnemum* Moqu.

Von

Dr. Otto Baumgärtel

Aus dem Botanischen Institut der k. k. Deutschen Universität in Prag

(Mit 14 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 11. Jänner 1917)

I. Einleitung.

Die Gattung *Arthrocnemum* Moq. aus dem Tribus der *Salicornieae*, welche meist sukkulente, kahle Kräuter und Sträucher mit häufig gegliedertem Sprosse darstellen, zeigt morphologisch große Ähnlichkeit mit der dem gleichen Tribus angehörenden Gattung *Salicornia* L. Beide Gattungen umfassen Typen, deren Sproß in seinem oberen Teile aus stockwerkartig übereinander angeordneten Gliedern besteht, wobei das etwas zusammengezogene proximale Ende eines jeden Gliedes in das schüsselartig erweiterte distale des unter ihm stehenden eingefügt ist. Der Rand jeder dieser Erweiterungen ist in je zwei gegenständige Spitzen ausgezogen, die sich mit denen der folgenden Glieder in dekussierter Stellung befinden. Während die fleischigen Internodien, gegen die Sproßspitze zu immer kürzer und gedrungener werdend, in einer rundlichen Terminalknospe endigen, zeigen sie im unteren Teile des Sprosses ein allmähliches Schrumpfen der saftigen, grünen Rinde, bis diese endlich vertrocknet abfällt und den zentral gelegenen Holzkörper freigibt. In den Achseln der erwähnten spitzen Anhänge entstehen die Seitensprosse, die dem Hauptsproß in Gestalt und Wachstum gleichen. Eine

wenig verzweigte Pfahlwurzel von beträchtlicher Länge kommt beiden Gattungen zu.

Nach der Monographie von Ungern-Sternberg (Volkens, Chenopodiaceae, p. 74) liegt der systematischen Sonderung der beiden Gattungen hauptsächlich ihre Verschiedenheit im Samenbau zugrunde. Eine scharfe Charakteristik der genannten Gattungen gibt Beck v. Mannagetta (p. 163, 165), wobei die habituellen Eigentümlichkeiten, der Bau der Blüte, des Samens und Embryos in gleicher Weise berücksichtigt werden und entsprechende instruktive Abbildungen beigefügt sind, welche man in der übrigen Literatur vermißt.

Die systematische Fixierung der Gattungen *Arthrocnemum* Moq. und *Salicornia* L. muß bei der Behandlung der anatomischen Eigentümlichkeiten um so mehr festgehalten werden, als in der älteren Literatur vielfache Ungenauigkeiten infolge Verwechslung beider Gattungen sich finden.

Die Anatomie der Gattung *Salicornia* L. hat zuletzt durch E. Fraine eine zusammenfassende Darstellung erfahren, welche Arbeit die Ergebnisse früherer Untersuchungen anderer Forscher mit eigenen Befunden vereinigt und hauptsächlich darauf ausgeht, eine morphologische Deutung des vielfach umstrittenen sukkulenten Sproßinternodiums von *Salicornia* zu erzielen.

Vorliegende Arbeit hat die Aufgabe, die anatomischen Verhältnisse der Gattung *Arthrocnemum* Moq. zu untersuchen und zu prüfen, ob sich nicht Verschiedenheiten im inneren Bau der beiden Gattungen finden, welche wegen ihres grundlegenden Charakters als anatomische Gattungsmerkmale anzusprechen wären. Zu diesem Behufe wurden folgende Arten der Gattung *Arthrocnemum* teils als fixiertes Material, teils als Exsikkaten untersucht:

A. ambiguum Moq., *A. glaucum* Del.,
A. arbuscula Moq., *A. indicum* Moq.,
A. coralloides Losc. *A. macrostachyum* Bung.

An der Hand von Mikrotomserienschnitten in den Regionen der Sproß- und Wurzelspitze, des sich entwickelnden und entwickelten Sprosses und desgleichen bei der Wurzel und dem Keimling wurde die Bildung und Differenzierung der

Gewebe studiert. Um ferner die äußeren Faktoren zur Erklärung morphologischer und anatomischer Eigentümlichkeiten heranziehen zu können, begleiteten Kulturversuche die mikroskopischen Untersuchungen.

II. Die Anatomie des Sprosses.

Fraine fügt dem Kapitel »The development of the shoot behind the apex« seiner Arbeit eine grobe Umrißzeichnung eines Längsschnittes durch die Sproßspitze bei, um den allmählichen Übergang der Blattanlagen in der Knospe zu den sukkulenten Internodien des entwickelten Sprosses zu veranschaulichen. Ohne auf anatomische Einzelheiten der sich entwickelnden Gewebekomplexe einzugehen, stellt der genannte Autor fest, daß die mit breiter Basis aufsitzenden Blattpaare »nearly surrounding the stem at the node« durch eine später erfolgende Verwachsung der Blattränder je eines gegenständigen Paares eine geschlossene, zusammenhängende Basis erhalten. Durch die »meristematic activity in this region« bildet sich »a tubular leaf sheath«, welche der nachträglichen Streckung des Internodialteiles folgend diesen als sukkulente Rinde bedeckt. Von den in der Knospe angelegten Blättern bleiben nunmehr zwei freie Spitzen übrig, welche dem oberen Teil des Sproßgliedes aufsitzen. »There is, of course, congenital union between the tissues of the stem and of the leaf-sheath, but it is always quite easy to trace the »limiting layer« between the two (in transverse section), throughout the internode until the nodal region of the next segment is reached« (p. 319). Unter der »limiting layer« versteht Fraine die Ausbildung einer Endodermis.

Untersucht man Längsschnitte durch die Endknospe des *Arthrocnemum*-Sprosses, so findet man auch hier Anlagen von Blattpaaren, die einen Vegetationspunkt umschließen, an welchem eine deutliche Sonderung in die drei von Hanstein (Haberlandt, p. 79) eingeführten Histogene des Urmeristems erkennbar ist (Fig. 1). Aus dem einschichtigen Dermatogen (*De*, Fig. 1) geht das Hautgewebe des Sprosses hervor, das gleichfalls einlagige Periblem (*pe*, Fig. 1) geht in

die sukkulenten Rindenteile über und im Zentralteil des Sprosses gelangt ein Markgewebe zur Ausbildung, das aber ohne eine »limiting layer« an die Rinde grenzt und innerhalb dessen die Gefäßbündel des Stammes verlaufen, welche die eingemündeten Blattspurstränge darstellen. Dieser zentrale Markteil stammt vom Plerom, das mit einer großen Initiale (*i*, Fig. 1) beginnend, sich in einen zentralen (m_1, Fig. 1) und

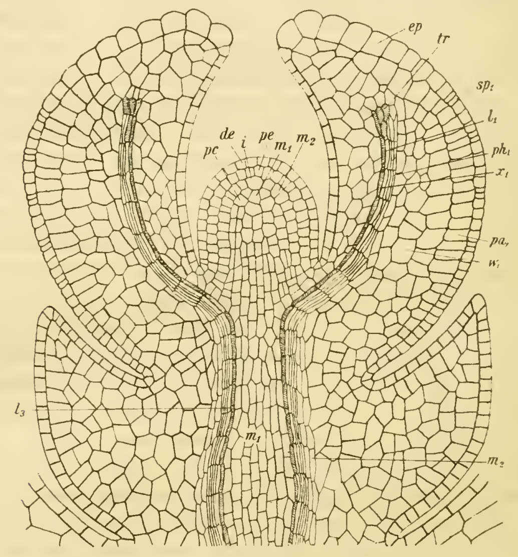


Fig. 1.

einen peripheren Markteil (m_2, Fig. 1) scheidet, zwischen denen Prokambiumzüge (*pc*, Fig. 1) verlaufen.

Die Blattanlagen entstehen dadurch, daß in dem ursprünglich einlagigen Periblem durch perikline Teilungen mehrere Zellagen angelegt werden, so daß ein Ringwulst sich vorzuwölben beginnt. An zwei gegenüberliegenden Stellen desselben sind die Teilungsvorgänge besonders lebhaft und es eilen diese Stellen allen übrigen im Wachstum voraus. Indem sich fortan der untere Teil des Blattanlagengrundes

stärker am Aufbau der jungen Blätter zu beteiligen beginnt, neigen sich diese, in die Länge wachsend, über dem Sproßscheitel zusammen. Auch die Prokambien des Pleroms beteiligen sich an dem Aufbau der Blattanlage; sie ziehen als einfache Stränge in die Primordien hinein, um in einem terminalen Komplexe von Spiraltracheiden zu enden (*tr*, Fig. 1), von dem aus stammwärts die Differenzierung der prokambialen Elemente in Xylem und Phloem einsetzt. Die Blattspurstränge (l_1, Fig. 1) gelangen somit früher zur endgültigen Ausgestaltung als der im Stamme verlaufende Anteil der leitenden Elemente (l_3, Fig. 1).

Vom apikalen Teil der Blattanlagen aus gelangt auch das Hautgewebe (*ep*, Fig. 5) und das Mesophyll zur Ausbildung. Letzteres läßt die Scheidung in das der Blattunterseite anliegende Palissadenparenchym (pa_1, Fig. 1) und ein darunter liegendes hyalines Gewebe (w_1, Fig. 1) erkennen. In dem basalen Teile der Blattanlagen bleibt der meristematische Charakter des Mesophylls erhalten.

In dem Maße, wie sich beim Übergang in den entwickelten Sproß die Internodialteile strecken, nimmt auch der Blattbasenteil, nach abwärts wachsend, an Länge und Mächtigkeit zu, so daß schließlich der zwischen den Austrittsstellen zweier übereinander stehender Blattspurstrangpaare gelegene Teil von einer grünen, fleischigen Rinde umgeben wird, welche außen von dem Hautgewebe der Blattunterseite umschlossen ist. Dieses Rindengewebe besteht aus Palissadenparenchym und großlumigen Wassergewebszellen und grenzt unvermittelt an den zentralen Teil des Sprosses. Das entwickelte, sukkulente Internodium hat ungefähr die Gestalt eines auf der Spitze stehenden Kegels, dessen Mantelfläche der Blattunterseite entspricht, während die Basis von der Epidermis der Oberseite des entsprechenden Blattpaares gebildet wird. Die Enden der Blattanlagen ragen schließlich als ein Paar schuppiger Spitzen am Rande hervor.

Das Hautgewebe.

Aus dem Dermatogen geht, der fortschreitenden Entwicklung des Sprosses folgend, das Hautgewebe hervor. Von

den Enden der Blattanlagen aus wird basipetal die Epidermis der Blattober- und Blattunterseite ausgebildet. Diese beiden Hautgewebe sind verschieden; ersteres wird von niedrigen, tafelförmigen, stark kutinisierten Zellen gebildet und ermangelt der Spaltöffnungen (*epo*, Fig. 7), die Blattunterseite (*epu*, Fig. 7) hingegen besteht aus hohen, in der Längsrichtung gestreckten,

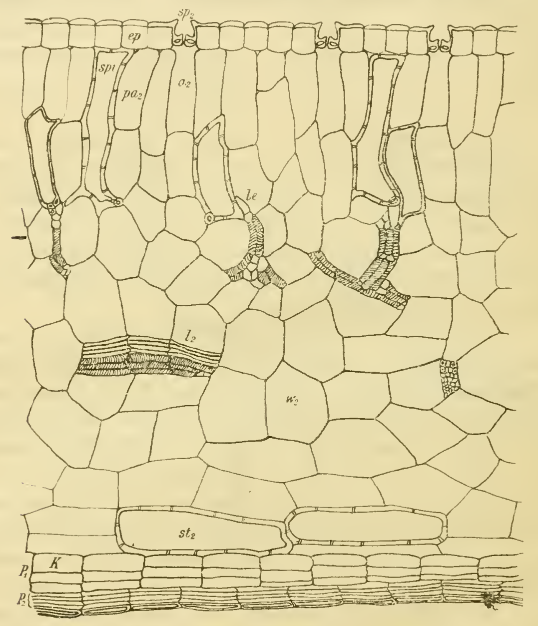


Fig. 2.

in Längsreihen angeordneten, vieleckigen Epidermiszellen, deren Cuticula verhältnismäßig geringe Mächtigkeit besitzt (*ep*, Fig. 2). Die Seitenwände der Epidermiszellen grenzen geradlinig aneinander. Das Hautgewebe der Blattunterseite legt im Laufe seiner Entwicklung das Durchlüftungssystem des Sprosses an, indem sich Zellenpaare im Verlauf der Längsreihen der Epidermiszellen durch Querwände differenzieren und in die Tiefe verlagert, zu den Schließzellen der

Spaltöffnungen werden, welche somit quer zur Längsrichtung des Sprosses angeordnet sind. Die ausgebildete Epidermis besitzt 170 bis 180 Stomata auf 1 mm^2. Fraine gibt hierüber und über den Bau der Spaltöffnungen bezüglich *Salicornia* nichts Näheres an. Bei *Arthrocnemum* liegen diese tiefer als die benachbarten Epidermiszellen, so daß eine äußere Atemhöhle entsteht, die von den Rändern der Nachbarzellen überwölbt wird. Auf diese folgt, von den stark kutinisierten oberen Leisten der Schließzellen eingefaßt, ein schmaler Vorhof, während die ebenso mächtig entwickelten unteren Leisten einen Hinterhof einschließen, der direkt in die innere Atemhöhle übergeht. Letztere reicht gar nicht tief in das Palissadengewebe hinein. Die obere Leiste des Schließzellenpaares ist starr mit der kutinisierten Außenschicht der benachbarten Epidermiszellen verbunden ohne Vermittlung eines äußeren Hautgelenkes, wie es von Haberlandt (p. 109) für solche Typen angegeben wird. Zwischen der oberen und unteren Leiste liegt ein enges Zellumen. Die dünnen Seitenmembranen der Schließzellen dienen als Hautgelenke. Infolge der starren Verbindung zwischen der Oberleiste und der Cuticula der Nachbarzelle behält der obere Rand des Vorhofes seine Krümmung bei. Nur die unteren, in den Hautgelenken beweglichen Leisten ändern mit Abnahme des Turgors der Schließzellen ihre Gestalt, so daß sich die Öffnung zu schließen vermag. Die Öffnungsweite dieser Art von Spaltöffnungen ist nur gering und nimmt mit zunehmender Mächtigkeit der Cuticularsubstanz weiter ab. Sobald der Korkmantel den Zentralteil des Sprosses von der sukkulenten Rinde abgeschlossen hat, verliert der Spaltöffnungsapparat seine Funktion und die Stomata klaffen mit geringem Spalte. Charakteristische Nebenzellen fehlen.

Bei allen von mir untersuchten Spaltöffnungen der verschiedenen Arten von *Arthrocnemum* wurden die erwähnten Eigentümlichkeiten festgestellt. Nur diejenigen Exemplare, welche in dampfgesättigter Treibhausluft oder submers in Seewasser gezüchtet worden waren, wiesen den Spaltöffnungstypus mesophytischer Dikotyledonen auf, indem die äußere Atemhöhle nicht zur Ausbildung gelangte, die starre Ver-

bindung der Oberleisten fehlte und die kutikulare Verdickung des ganzen Apparates gering war. Diese Stomata funktionierten bis zum Verlust der grünen Rinde normal.

Anhangsgebilde fehlen der Epidermis völlig. Die Festigkeit des Hautgewebes ist bedeutend; bei Behandlung mit Schultzeschem Mazerationsgemisch erfolgt die Loslösung der intakten Epidermis von dem Mesophyll fast augenblicklich. Erst mit dem Kollaps der sukkulenten Internodialteile zerreist die Blattoberhaut und schülfert ab.

Periblematische Gewebe.

Während das Periblem eine einfache Zellage am Vegetationspunkt des Sprosses bildet, gehen aus ihm sukzessive die Gewebe des Mesophylls der Blattanlagen und, durch die basale Streckung der letzteren, die des sukkulenten Internodialteiles hervor.

Das Palissadengewebe (pa_1, Fig. 1) entsteht aus der peripheren, an die Blattunterseite grenzenden Zellage des Mesophylls, indem sich daselbst die Zellen normal zur Epidermis zu strecken beginnen und mit fortschreitender Entwicklung des Sprosses einen Gewebekomplex von zwei bis drei Lagen bilden (pa_2, Fig. 2, 7). Die Mächtigkeit des Assimilationsgewebes ist bei den einzelnen Arten verschieden; bei *A. coralloides* beträgt sie ein bis zwei Zellagen, bei *A. indicum* zwei, bei den übrigen untersuchten Arten zwei bis drei. Die Palissadenzellen grenzen ohne Einschaltung eines ausgesprochenen Sammelzellensystems unmittelbar an das Wassergewebe des Mesophylls.

Bereits in frühen Entwicklungsstadien zeigen einzelne Zellen des Assimilationsgewebes Umbildungserscheinungen; jene Palissadenelemente, an deren proximalem Ende Gefäßbündelendigungen liegen, wachsen, ohne sich querzuteilen, in die Länge und bilden den Zellinhalt zurück. Das Chlorophyll verschwindet und unter Degeneration des Kernes verholzt die Zellmembran mehr und mehr, wobei sie sich fortsatzartig in die Zwischenräume der Nachbarzellen einschiebt. An der

Hand von Serienschnitten läßt sich verfolgen, wie die in die Interzellularen des Wassergewebes vordringenden Fortsätze mit Gefäßbündelendigungen in Kontakt treten und somit das Lumen der entwickelten Spikularzelle mit dem Leitungssystem in Verbindung steht (*le*, Fig. 2). Die verholzte Membran der Stereiden wird von einfachen, unverzweigten Poren durchsetzt. Bei allen Arten der Gattung *Arthrocnemum* trifft man normalerweise diese Elemente in der Palissadenschicht mehr, minder reichlich an.

Das unter dem grünen Assimilationsgewebe gelegene restliche Mesophyll (w_1, Fig. 1) wird zu einem hyalinen, großzelligen, mächtigen Wassergewebe ausgestaltet, das von den Verzweigungen der Blattspurstränge (l_2, Fig. 2, 7) durchzogen wird. Die isodiametrischen Zellen desselben strecken sich an der Grenze der Sproßstelle im Sinne der Achse und hier kommt es auf die gleiche Weise wie im Palissadengewebe zur Bildung von Stereiden (*st*, Fig. 2, 3, 4, 5, 7), denen aber die erwähnten Fortsätze und der Anschluß an das Leitbündelsystem abgehen. Diese verholzten Mesophylelemente sind in lockeren Zügen angeordnet und ziehen dicht unter der Epidermis der Blattoberseite (*epo*, Fig. 7) bis zur Blattspitze. Mit den stark kutinisierten Oberhautzellen bilden sie eine fest versteifte Fläche, an der der sukkulente Internodialteil gleichsam suspendiert erscheint. Die Wassergewebezellen besitzen einen wandständigen Plasmabelag mit gut ausfärbbarem Kern und reichlich flüssigem Zellinhalt, dessen Gehalt an Calciumoxalat sich in Form von Krystallen oder Krystallsand besonders in den zentralen Teilen dieses Gewebekomplexes niederzuschlagen pflegt. Gegen die Basis des Internodiums hört die Differenzierung in Palissaden und Wassergewebe auf und der periblematische Anteil des Sprosses erstreckt sich als kleinzelliges, hyalines Gewebe durch den schmalen Übergangsteil, zwei bis drei Lagen mächtig, in das nächste Sproßglied, wo er unmittelbar wieder in großlumige Wassergewebezellen übergeht (Fig. 7). In dieser Gegend behält das periblematische Gewebe den Charakter eines Meristems und gibt zur Bildung von Seitensprossen in den Blattachseln

Anlaß, welche genetisch den Typus der primären Achse wiederholen (*s*, Fig. 7).

Gegen den Zentralteil des Sprosses zeigt das Wassergewebe des sukkulenten Gliedes vor der Ausbildung des Korkmantels um die Stele keine typische Endodermis, sondern die Stereidenzone der saftigen Rinde grenzt unmittelbar an den Pleromteil (Fig. 7), wie auch Dangeard (p. 158) bemerkt: »La gaine foliaire debut en effet par une assise de grandes cellules aplaties à parois cutinisées. On trouve ensuite un parenchyme à grandes cellules incolores«.

Die Gewebe, welche sich am Aufbau der »tubular leaf sheath« von *Salicornia* beteiligen, zeigen ähnliche Anordnung. Nur finden sich im Palissadenparenchym dieser Gattung nicht Spikularzellen, sondern großlumige Spiraltracheiden, welche nach Volkens der Wasserspeicherung, nach Holtermann, Solereder, Warming, Fraine der Wasserleitung nach den peripheren Teilen dienen (p. 333). Allerdings bemerkt letzterer: »Spiral cells are never directly conected with the vascular-bundle system«. Dagegen gibt Dangeard an (p. 158); »La couche de cellules en palissade possède trois assises; elle touche extérieurement à l'epiderme et est tapissée entérieurement par les dernières ramifications des faisceaux libero-ligneux, ces faisceaux out leur liber externe; de place en place ils se mettent en relation avec de grandes cellules allongées à parois spiralées, qui s'intercalent entre les cellules en palissade.« Diesen Zusammenhang konnte ich ebenfalls bei *S. herbacea* feststellen. Die spiralig ausgesteiften Zellen erscheinen hier gleichsam als hypertrophierte Endtracheiden der Gefäßbündelendigungen. Da sich nirgends Übergänge von Palissadenzellen zu diesen Spiraltracheiden beobachten lassen, wohl aber verschiedene Größenstadien derselben, welche bis zu den normalen Endtracheiden der Leitbündel herabgehen, dürfte ihre Entstehung auf die Gefäßbündelendigungen zurückgehen, deren Tracheiden eine bedeutende Größenzunahme erfahren haben. Die Spikularzellen von *Arthrocnemum* und die Spiraltracheiden von *Salicornia* gehen somit genetisch auf zwei verschiedene Gewebeanteile zurück.

Die Spikularzellen von *Arthrocnemum* bilden im Verein mit den Stereiden der zentralen Teile des Wassergewebes und der gefestigten Blattoberseite ein Aussteifungsgerüst der saftigen Internodialteile, welches Deformationen oder Dehiszenzen bei allzustarker Wasserabgabe verhüten soll. Nach Volkens (Standort und anatomischer Bau, p. 37; Chenopodiaceae, p. 43) verhindern diese Elemente das Zusammensinken der grünen, saftigen Rinde und die völlige Entleerung des Wassergewebes. Außerdem kommt aber den Spikularzellen sicherlich noch die Rolle der gleichmäßigen Wasserverteilung im Palissadengewebe zu, wie der Zusammenhang mit dem Leitungsgewebe bezeugt. Die mechanische Starrheit ermöglicht es, diese Funktion auch dann noch zu erfüllen, wenn das umliegende Gewebe kollabiert.

Alle Exemplare von *A. glaucum*, die in dampfgesättigter Treibhausluft bei einer Temperatur von + 25° C. oder submers in Meerwasser gezüchtet wurden, entbehrten gänzlich der Spikularzellen und Stereiden. Hier endigen die Gefäßbündel in parenchymatischen Elementen. Diese schließen sich an langgestreckte Palissadenzellen an, welche zwar ärmer an Chlorophyll sind als die benachbarten, sonst aber den anderen vollkommen gleichen. Ähnliche Erscheinungen wiesen Exemplare von *A. indicum* und *macrostachyum* aus dem Herbarmaterial des k. k. Hofmuseums in Wien auf. Da die Kulturen des salzhältigen Nährwassers nicht entbehrten, kann für diese auffälligen Veränderungen nur die Veränderung der Transpirationsbedingungen verantwortlich gemacht werden, wie sie in dem gesättigten Medium gegeben war. Es liegt somit nahe, Spikularzellen und Stereiden als Anpassungserwerbungen ökologischer Natur anzusprechen, wie sie bei Halophyten zum Transpirationsschutze auftreten.

Inwiefern die von Fraine angegebenen Arten von *Salicornia* welche der Spiraltracheiden und Stereiden gänzlich entbehren. *S. Oliveri* Moss. und *S. dolychostachya* Moss. (p. 334), lokale Abweichungen vom normalen Typus darstellen könnten, wäre der Gegenstand interessanter Kulturversuche, denen ich mich aber nicht zuwenden konnte, da kein Samenmaterial zu beschaffen war.

Wenn endlich Dangeard (p. 158) für *A. ambiguum* Moq. »grandes cellules spiralées« angibt und diese folgendermaßen charakterisiert (p. 158): Dans cette dernière éspèce, elles sont très nombreuses et vont jusqu'à l'épiderme«, so entspricht das durchaus nicht meinen Befunden, welche das Vorkommen von Spikularzellen, wie bei den übrigen untersuchten Arten von *Arthrocnemum*, so auch bei dieser sichergestellt haben.

Pleromatische Gewebe.

Aus der großen Initiale (*i*, Fig. 1) des Pleroms geht der Zentralteil des Sprosses hervor. Dieses sondert sich bald in drei Lagen, von denen die innerste und äußere das Markgewebe liefern (m_1, m_2, Fig. 1, 3, 4, 5, 6, 7), während aus der mittleren die Prokambialstränge (*pc*, Fig. 1) und primären Markstrahlen (m_3, Fig. 3, 5, 7) entstehen. Entsprechend ihrer Herkunft von den eingemündeten Blattspursträngen der dekussierten Blattanlagenpaare erscheinen auf Querschnitten durch den obersten Sproßteil oder dicht oberhalb der Eintrittsstellen der Blattspurstränge vier kollaterale, offene Gefäßbündel mit zentripetalem Holz- und zentrifugalem Bastteil in ringförmiger Anordnung.

Aus den endständigen Tracheidenkomplexen (*tr*, Fig. 1) der Blattanlagen entwickeln sich wie erwähnt die Blattspurstränge (l_1, Fig. 1) indem sich aus den prokambialen Elementen Tracheidenzüge (x_1, Fig. 1) und Phloem differenzieren (ph_1, Fig. 1), welcher Vorgang basipetal sich in dem Stamme fortsetzt und die zentralen Gefäßbündel liefert (l_3, Fig. 1). Anderseits werden von dem Tracheidenkomplex (*tr*, Fig. 1) drei Stränge in entgegengesetzter Richtung nach außen hin entsandt, deren medianer, gegen die Blattspitze ziehend, sich im oberen Teile verästelt, während die beiden lateralen sich nach abwärts wenden und, die saftige Rinde durchsetzend, mit ihren Endigungen an die Spikularzellen anschließen (l_2, Fig. 2, 7). Verzweigungen dieser Äste verlaufen im ganzen Mesophyll. Die beiden lateralen Zweige der Blattspurstränge werden erst im Verlauf der Streckung des Internodiums ausgebildet.

Dangeard bemerkt hierzu: »On voit, que les faiseaux foliaires se détachent du cylindre centrale au nombre de trois: le median avorte et sa disparation correspond à l'absence du pétiole et du limbe; les deux autres se portent à droite et à gauche, émettent presque immédiatement des ramifications dont les unes se dirigent en avant et les autres latérement; elles se distribuent dans tout le parenchym de l'entrenœud inferieur et aussi dans la portion de gaine superieure.«

Die Blattspurstränge und ihre Verzweigungen entbehren gänzlich der Scheiden. Die unter dem Palissadenparenchym hinziehenden Teile kehren den Phloemteil demselben zu, während Dangeard (p. 158) das Umgekehrte angibt. Fraine spricht von einer »reversed orientation« der beiden seitlichen Blattspurstrangzweige im morphologischen Sinne. Doch ein solcher Verlauf entspricht ganz dem Blattcharakter des sukkulenten Internodialteiles, der eigentlich das verlagerte Mesophyll darstellt, wobei die Leitbündel eben nach abwärts abbiegen müssen, um sich in den entsprechenden Geweben zu verteilen.

Nachdem die Blattbündel in den Stamm eingetreten sind, setzt die Fusion der Spiraltracheiden des Xylems ein und es bilden sich Spiral- und Ringgefäße im Holzteile der primären Gefäßbündel (x_1, Fig. 1, 3, 4, 5, 6, 7). Im Siebteil differenzieren sich aus den prokambialen Elementen Siebröhren und Geleitzellen, deren Unterscheidung recht schwierig ist, wegen der geringen Augenfälligkeit der Siebplatten (ph_1, Fig. 1, 3, 4, 5, 6, 7). Nur eine schwache Kallosereaktion mit Chlorzinkjod verrät die betreffenden Querwände der Cribralröhren. Sowohl in den Phloemelementen, als auch in den Spiraltracheiden, auch nach der Fusion, begegnet man großen, deutlich differenzierten Zellkernen.

Wie bemerkt, findet man im obersten Teile des Sprosses bis unterhalb der Eintrittsstelle des zweiten Paares vollentwickelter Blattspurstränge auf allen Querschnitten vier Gefäßbündel vor. Beim Eintritt des dritten Paares der Blattspurstränge ändert sich aber das Bild: es erscheinen nunmehr acht Gefäßbündel, indem sich oberhalb der Eintrittstelle des dritten Paares, die dem ersten Paare entstammenden

Gefäßbündelstränge gabeln und ihre Hälften erst wieder im unteren Teile des Internodiums vereinigen, wobei auch die zwischen die beiden Gabeläste eingetretenen Bündel des dritten Blattpaares, nachdem sie mit den Hälften bis zur Fusionsstelle konvergierten, aufgenommen und dem Leitbündel des ersten Blattpaares einverleibt werden. Im folgenden Nodalteil spaltet sich zur Aufnahme des vierten Blattspurstrangpaares das dem zweiten Blattpaar entstammende Leitbündelpaar und vereinigt sich mit ihm zu einem Paar von Strängen usw. So erhält man auf Querschnitten oberhalb des Eintrittes eines Blattspurstrangpaares 4, kurz unterhalb dieser Stelle 8 und nach Vereinigung des neueingetretenen nächsten Paares mit der einen Hälfte der Gabeläste 6 Gefäßbündelbilder, deren Zahl nach Fusion mit dem zweiten Gabelast wieder am Grunde des Gliedes 4 erreicht, um im nächsten Internodium dieselben Zahlen durch Teilung des anderen Blattspurstrangpaares zu wiederholen. Die dem gegabelten Strang entsprechenden Bündel erscheinen kleiner als die vier anderen und nähern sich den beiden, welche als neueingetretene Blattspurstränge den Stamm durchziehen, um so mehr, je näher dem Grunde des Internodiums der Schnitt geführt ward. Durchmustert man eine hinlängliche Zahl von Serienschnitten, so kann man beobachten, wie die Vereinigung des eingetretenen Blattbündels zuerst mit der einen, dann weiter unterhalb mit der anderen Hälfte der Gabelung erfolgt.

Fraine gibt für *Salicornia perennis* und *S. prostrata* var. *Smithiana* an, daß der Gefäßbündelring im oberen Teil des Stammes aus acht offenen, kollateralen Bündeln bestehe, welche Zahl bis auf sechs rückgebildet werde, bevor der nächste Nodalteil erreicht sei. »The course of the bundles in the stem of *Salicornia perennis* is very simple: one foliar trace enters the stem from each leaf at the node; it very rapidly enters the central ring of primary bundles and then passes vertically downwards through one complete internode and the supper part of the internode below, fusion with the adjacent bundle then take place« (p. 334). Dieses Verhalten muß ebenfalls als Unterschied zwischen den Gattungen *Salicornia* und *Arthrocnemum* gelten.

Das Dickenwachstum und die Anlage von Seitensprossen.

Das intrafaszikuläre Cambium (c_1, Fig. 3, 4) der primären Gefäßbündel ist nur einige Zeit in Tätigkeit und bildet zentripetal nach der Anlage von Spiral- und Ringgefäßen (x_1, Fig. 1, 3, 4, 5, 6, 7) einfache Gefäße mit vollständig aufgelösten Querwänden aus (x_1, Fig. 5, 6), während es zentrifugal neue Bastelemente anlegt (ph_1, Fig. 1, 3, 4, 5, 6, 7). Hierauf treten in der Fortsetzung der intrafaszikulären Kambien in den

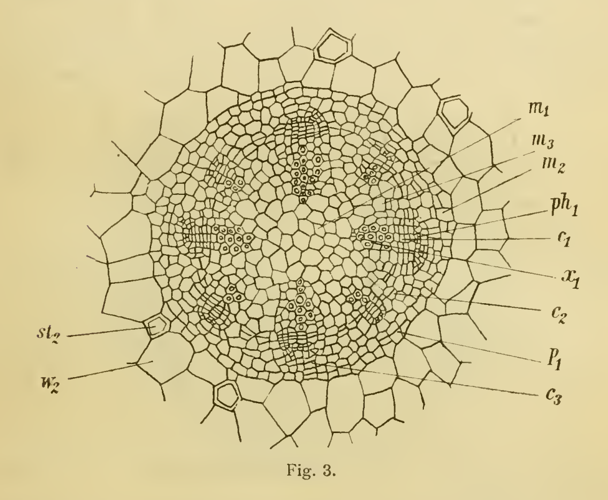


Fig. 3.

primären Markstrahlen Kambienstreifen auf (c_2, Fig. 3); erstere stellen sodann ihre Tätigkeit ein und die neuaufgetretenen Kambialstreifen scheiden nun nach innen prosenchymatisches Grundgewebe (x_3, Fig. 5, 6) ab, wobei sie nach außen rücken. Auswärts vor den primären Leitbündeln entstehen gleichzeitig extrafaszikuläre Kambiengruppen (c_3, Fig. 3, 4) indem in der vorletzten Zellage des äußeren Markteiles (m_2, Fig. 1, 7) Teilungen auftreten. Mit diesen extrafaszikulären Partien verschmelzen die interfaszikulären, in den primären Markstrahlen entstandenen, bei ihrem Vorrücken zu einem Cambiumring, den Leisering (p. 252) als Pericambium II bezeichnet und

den Ausdruck »Pericykel« zurückweist, da dieser keinen physiologisch einheitlichen und topographisch scharf abzugrenzenden Begriff darstelle.

Gleichzeitig entsteht in der letzten Zellage des Markteiles, wie ich alle Gewebe pleromatischer Herkunft bei der eigenartigen Verschmelzung von Stamm und Blatt bei der Gattung *Arthrocnemum* nennen will, ein zweiter, an das Perikambium II grenzender Cambiumring (P_1, Fig. 2, 3, 4, 5, 6), das Pericambium I nach Leisering, welcher als Phellogen nach außen Korkgewebe (K, Fig. 2, 5, 6) bildet. Dieses grenzt den Markteil scharf gegen die saftige Rinde periblematischer Herkunft ab, so daß der lückenlose Abschluß nur an den

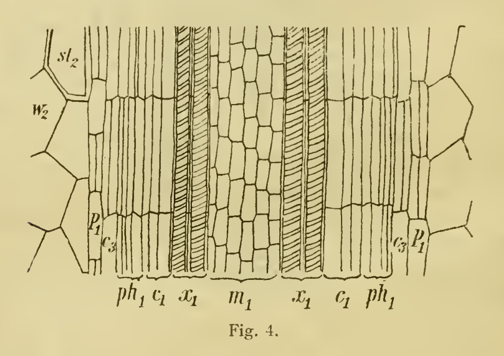


Fig. 4.

Einmündungsstellen der Blattspurstrangpaare eine Unterbrechung erfährt.

Das Pericambium II (P_2, Fig. 2, 5, 6) bettet inzwischen die primären Gefäßbündel in die erwähnte prosenchymatische Grundmasse ein und rückt dabei nach außen. Bei seinem Fortschreiten werden weitere, sekundäre Leitbündel angelegt, indem das genannte Pericambium nach innen Gruppen von Gefäßelementen (x_2, Fig. 5), bestehend aus Tracheen und Tracheiden, sowie alle Übergangsformen von Holzelementen anlegt und diese mit der prosenchymatischen Grundgewebemasse umschließt. Der Phloemteil dieser regellos eingestreuten Bündel (ph_2, Fig. 5) entsteht auf folgende Art: Der Cambiumring sistiert an der Außenseite der angelegten Xylemteile der

neuen Bündel seine Tätigkeit, so daß die benachbarten Partien des Pericambiums II nach außen fortschreitend, diese Stellen zuerst als Einbuchtungen des Ringes zurücklassen, dann sich von ihnen lostrennen und auswärts wieder zu einem Ringe zusammenschließen. So bleiben die untätigen Stellen als intraxyläre Leptomgruppen den entsprechenden Xylemteilen vorgelagert und werden mit dem Holzgewebe der Grundmasse

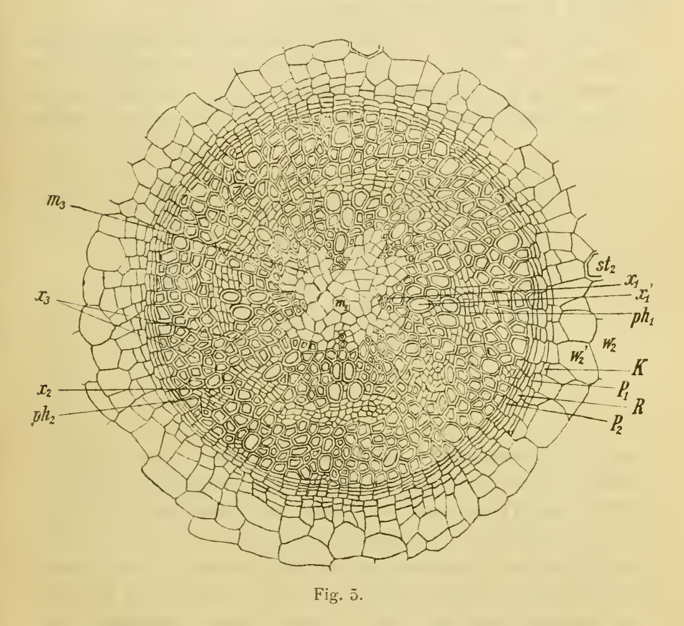


Fig. 5.

umlagert. Dieser Vorgang setzt in der ersten Vegetationsperiode bereits ein und es kommt zur Bildung eines beträchtlichen Holzkörpers von ziemlicher Festigkeit, der zentral das innerste Markgewebe (m_1, Fig. 5, 6) umschließt. Sobald sich durch die Tätigkeit der Perikambien II und I zentripetal der Holzkörper und zentrifugal der Korkmantel zu entwickeln begonnen haben, ist eine gründliche Isolierung der pleromatischen und periblematischen Gewebe des Sprosses

eingetreten. Letztere, die grüne sukkulente Rinde, nur durch die Blattspurstränge mit dem eigentlichen Stamm in Verbindung stehend, beginnen alsdann zu schrumpfen, da anschließend an das Korkgewebe die Wasserzufuhr in den Blattbündeln sistiert wird und hier eine Abtrennungsschichte der Leitungsbahnen die Stränge durchsetzt. Mit dem Schwunde der Rinde und ihrer Sprengung durch den wachsenden Stamm tritt der Korkmantel desselben zutage.

Eine eigentliche sekundäre Rinde (*R*, Fig. 5, 6) wird vom Pericambium II nach außen nur spärlich ausgebildet. Die Narben der Blattspurstränge bleiben in dem Korkgewebe des Stammes als grubenförmige Einsenkungen erhalten und dürften

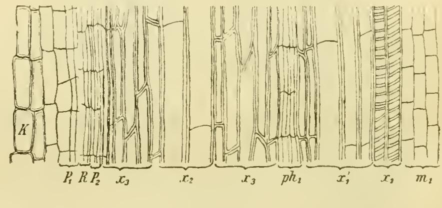


Fig. 6.

bei dem hermetischen Abschluß durch das Phellom allein den Gasaustausch zu vermitteln haben. Die Korkbildung entspricht somit dem Typus, den Leisering für *Salicornia herbacea* L. beschrieb (p. 251). Gemäß der Angaben Fraines (p. 336) geht aber der interfaszikuläre Cambiumanteil der Gattung *Salicornia* ab und es entsteht das Pericambium II unmittelbar aus dem außerhalb der primären Bündel gelegenen »pericycle«.

»These isolated arcs of meristematic tissue are rapidly joined up, so that a complete ring of cambium surronds the primary bundle system. On its inner side this meristematic layer gives rise to strongly lignified, prosenchymatous ground tissue, and at certain points groups of vessels. Where these letter are formed the cambium on its outer side produces a groupe of phloem elements; as the neighbouring cells continue

the formation of the lignified ground tissue inner side, this phloem bundles (on a radial line with the vessels) soon becomes embeded, its cambium then ceases its activity, a new cambial arc joins up the broken ring outside se embeded phloem, and the formation of lignified ground tissue is resumed.

Sekundäre Markstrahlen fehlen beiden Gattungen. In dem einheitlichen, holzigen Grundgewebe findet man die regellos angeordneten Gefäßbündel verstreut vor, von den primären, den Blattspursträngen entstammenden, durch den Mangel von Spiralgefäßen und -Tracheiden unterschieden. Das Holz besitzt beträchtliche Härte, ist spröde und bleibt in allen seinen Teilen lebenskräftig. Nur das zentrale Mark mit dem angrenzenden primären Leitgewebe stirbt später ab, so daß Querschnitte durch ältere Stämme eine Lücke im Zentrum aufweisen.

Die Anlagen von Seitensprossen (*s*, Fig. 7) bilden sich frühzeitig in den Blattachseln aus. Am Grunde des oberen, schüsselförmigen Teiles des Internodiums entsteht aus der über der Austrittstelle des Blattspurstranges gelegenen Gewebepartie ein Meristemkomplex. Aus den peripheren Teilen des pleromatischen Zentralteiles des Hauptsprosses geht das Plerom des Seitensprosses hervor, während Periblem und Dermatogen des letzteren von den entsprechenden Partien des Hauptsprosses ihren Ursprung nehmen, die in dieser Gegend lange Zeit ihren juvenilen Charakter behalten. Die Leitbündel des Seitensprosses lösen sich bei ihrem Eintritt in den Hauptsproß in Tracheidenzüge und Phloemreihen auf (*Tr*, Fig. 7), die sich teils an das gabelteilige Leitbündel ihrer Eintrittsstelle des Hauptsprosses, teils an den einmündenden Blattspurstrang anschließen, dessen stammeigene Leitungsbahnen nach Verlust der saftigen grünen Rinde ganz von dem Leitbündelsystem des Seitensprosses in Anspruch genommen werden.

Morphologische Deutung des Sprosses.

Fraine stellt in der Einleitung seiner Untersuchungen über die Anatomie der Gattung *Salicornia* (p. 317) die verschiedenen Auffassungen über die morphologische Deutung

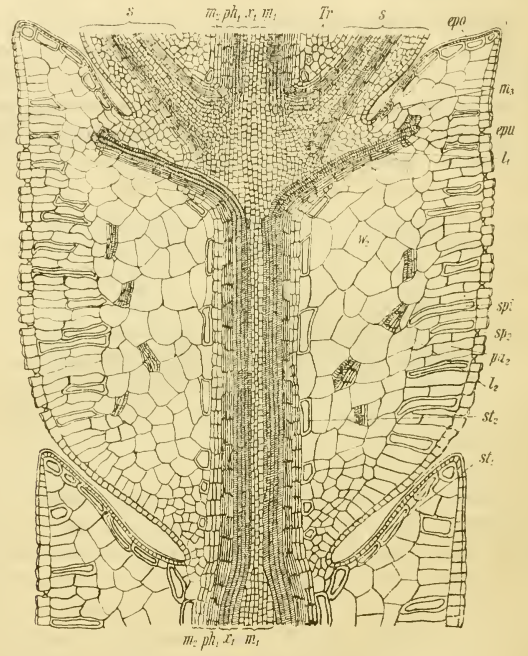


Fig. 7.

des sukkulenten, gegliederten Sprosses der *Salicornieae* zusammen. Diese lassen sich nach drei Gesichtspunkten ordnen.

Babington, Bentham und Hooker halten diese Formen für blattlos und meinen, daß die grüne oder rötliche fleischige Rinde des Internodiums die sukkulente primäre Rinde des Stammes darstelle, so daß die gesamte Assimilationstätigkeit hier vom Stamme übernommen worden wäre.

De Bary ist der Ansicht, daß die schmalen, freien Spitzen an den Sproßgliedern die kurzen, schuppigen Blätter bedeuten, welche in dekussierten Paaren angeordnet sind.

Duval-Jouve betrachtet die ganze fleischige Außenrinde als vom Blatte stammend und Dangeard (p. 159) führt aus: »Il existe dans les *Salicornieae* une gaine foliaire avec tissue en palissad. Cette gaine est et tantôt distincte de l'ecorce dans tout l'entre-nœud, parfois confendue avec l'ecorce dans la partie inférieure de l'intrenœud«. »J'ai employé le nom de ‚gaine foliaire'; il serait aussi exact peut-être de l'appeler ‚gaine stipulaire'«.

Fraine selbst schließt sich der dritten Ansicht an: »The succulent ‚cortex' of the *Salicornias* is foliar in origin«. Nach seiner Meinung stellt das fleischige Internodium den verwachsenen Basalteil eines Blattpaares vor, der der Streckung des Internodiums folgend »a tubular leaf sheath« bildete, in welcher sich die lateralen Zweige der Blattspurstränge »in reserved orientation« nach abwärts wenden und verzweigen und welche durch eine »limiting layer« vom eigentlichen »stem« getrennt wird. »A primary cortex is absent«.

Leisering (p. 251) hält die fleischigen Rindengewebe für die sukkulente Stammrinde; desgleichen spricht Solereder von »Stengeln« mit stark entwickeltem Wassergewebe, während Volkens die phyllomatische Natur dieser Teile erwägt (Chenop., p. 39).

Vorstehende Untersuchungen haben ergeben, daß bei *Arthrocnemum* am Vegetationspunkte drei Histogene angelegt werden, von denen das Plerom, mit einer Initiale beginnend, den zentralen Teil des Sprosses liefert. Dieser differenziert sich alsbald in das innerste eigentliche Mark (m_1, Fig. 1) und in einen peripheren Teil (m_2, Fig. 1), der unmittelbar an das periblematische Wassergewebe grenzt. Beide Teile sind durch primäre Markstrahlen verbunden, welche die Prokambialstränge scheiden. In den peripheren Lagen des äußeren Zentralgewebes pleromatischen Ursprunges treten alsdann die Perikambien I und II auf, durch deren Tätigkeit eine Isolierung der zentralen, später als Stamm hervortretenden Sproßregion zustande kommt. Was uns also nach Verlust der saftigen,

grünen Rinde als holziger Stamm entgegentritt, ist rein pleromatischen Ursprunges und das Plerom hat durch seine Dreiteilung in einen äußeren Markteil (m_2, Fig. 1), in die mittlere Lage der Leitbündelanlagen und primären Markstrahlen und in das innerste Mark (m_1, Fig. 1) die Rolle übernommen, die sonst in typischen Fällen dem Periblem und Plerom zukommen würde. Der periphere äußere Markteil entspricht hierbei der primären Rinde; das eigentliche Periblem des *Arthrocnemum*-Sprosses, das die sukkulente grüne Rinde des Internodiums liefert, ist phyllomatischer Natur, indem seine Derivate zum Aufbau des Mesophylls der Blattanlagen dienen und mit der Streckung der Sproßglieder, welcher die Blattbasen folgen, der Achse einverleibt werden bis nach dem Auftreten des Pericambiums I diese Gewebe absterben. Das Abwelken der sukkulenten, grünen Rinde kommt hiermit einem Laubfall gleich, wie auch aus der Absperrung der Blattspurstränge beim Eintritt dieses Vorganges in der Fortsetzung des Pericambiums I, das ist an der Peripherie des Stammes erhellt. Bei der Anlage der Seitensprosse in den Blattachseln wird das Plerom der sekundären Achsen vom peripheren Markteil (m_2, Fig. 1) der Hauptachse aus angelegt, während das Periblem von den zentrifugalen Lagen stammt und als phyllomatischer Natur zu bezeichnen ist.

Diese Verhältnisse legen die Deutung nahe, daß der Sproß von *Arthrocnemum* in seiner extremen ökologischen Anpassung phyllomatische Gewebe axial angeordnet hat, um auf diese Art eine Reduktion der transpirierenden Oberfläche zu erzielen und gleichzeitig das Mesophyll zur Wasserspeicherung verwenden zu können, was eine bessere Ökonomie bedeutet als der einfache Übergang der Assimilationstätigkeit auf die primäre Stammrinde, wie wir dies beim Ginstertypus vorfinden; denn das sukkulente Internodium assimiliert nicht nur, sondern speichert auch Wasser.

III. Die Anatomie der Wurzel.

Dieses Kapitel findet in der Arbeit Fraine's nur eine kurze Behandlung. »The primary root is always diarch in structure and has always a very well marked endodermis. Even the

youngest roots have a well formed aerating zone in the cortex.«

Der anatomische Bau der Wurzel von *Arthrocnemum* erscheint aber interessant genug, um nach Beschreibung der Anatomie des Sprosses auf gleiche Weise die entsprechenden Gewebskomplexe der Wurzel zu untersuchen. Diese lassen sich analog auf drei wohl abgrenzbare Histogene, das Plerom, das Periblem und Dermatogen zurückführen, welch letzteres mit dem Calyptrogen aus einem gemeinsamen Urmeristem hervorgeht. Das Plerom entspringt ebenfalls einer Initiale und liefert den fünf Zellagen mächtigen Zentralteil der Wurzel. Aus dem einschichtigen Periblem entsteht das Rindengewebe von drei bis vier Zellagen Mächtigkeit, auf welches nach außen das Dermatogen folgt, das dem Hautgewebe seinen Ursprung gibt. Das Calyptrogen bildet eine Wurzelhaube aus, welche der sich entwickelnden Wurzel gar nicht weit folgt. Infolge der geringen Mächtigkeit des Rindengewebes ist die primäre Wurzel dünn. Eine »aerating zone« bestehend aus einem »large intercellular space bridge over at intervals by long narrow trabeculae« wie Fraine (p. 337) für die Gattung *Salicornia* angibt, ist bei der Wurzel von *Arthrocnemum* nicht vorhanden. Erst mit Eintritt des sekundären Dickenwachstums erlangt die Wurzel einige Mächtigkeit (bei *A. indicum* und *A. macrostachyum* bis 8 *mm*). Während die Freilandformen typische, wenig verzweigte Pfahlwurzeln besitzen, entwickelten die Kulturexemplare von *A. glaucum* ein reiches Wurzelsystem unter Zurücktreten der sonst herrschenden Primärwurzel.

Das Hautgewebe.

Median am Scheitel der Wurzelspitze liegt das gemeinsame Urmeristem des Dermatogens und Calyptrogens. Aus diesem entsteht nach innen zu durch Ausbildung perikliner Scheidewände das Hautgewebe, während nach außen auf gleiche Weise die Wurzelhaube gebildet wird, deren Zellreihen sich gegen die Peripherie lockern und beim Wachstum der Wurzel abgeschülfert werden. Die letzten Reste der Calyptra

finden sich dicht unterhalb der meristematischen Region der Wurzelspitze.

Die Zellen des Wurzelhautgewebes strecken sich außerhalb der Wurzelhautgegend mehr und mehr, wobei die Anlagen der Wurzelhaare aufzutreten beginnen (*wh*, Fig. 10,

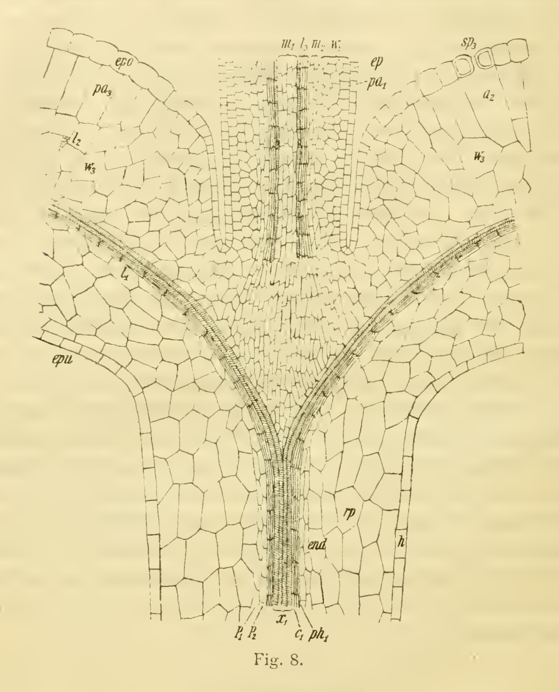


Fig. 8.

12, 13). Diese bilden eine beschränkte Zone um die primäre Wurzel. Die Trichome welken nach Sistierung der Absorptionstätigkeit des Hautgewebes ab, wobei gleichzeitig der Schwund desselben beginnt (*h*, Fig. 13).

Das Rindengewebe.

Das ursprünglich einfache Periblem teilt sich bald in zwei Zellschichten, aus denen schließlich das aus zwei bis

drei Lagen bestehende Rindengewebe hervorgeht. Dieses besteht aus großlumigen, längsgestreckten Zellen, denen sklerenchymatische Elemente, wie wir sie in der sukkulenten Sproßrinde fanden, abgehen. Die innerste Zellage entwickelt sich frühzeitig zu einer Endodermis mit typischen Caspary-schen dunklen Punkten an den Radialwänden (*end*, Fig. 10, 11, 12, 13). Dieser Zellring weist Stellen auf, wo durch tangentiale Wände zwei dünnwandige Zellen gebildet werden, deren reichlicherer Plasmagehalt und großer Zellkern auffallen;

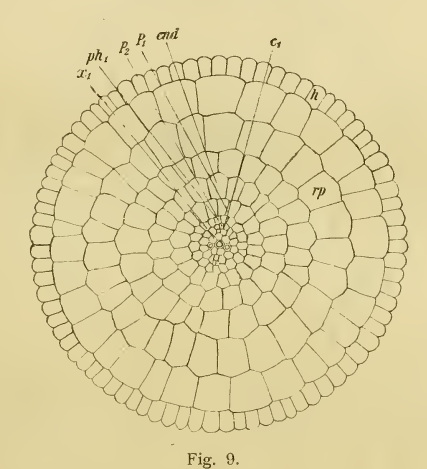


Fig. 9.

diese Elemente dürften als Durchlaßzellen fungieren. Sobald sich an der Peripherie der Stele das Phellogen entwickelt hat und durch seine Tätigkeit auch hier ein hermetischer Abschluß zwischen den Geweben des Pleroms und Periblems erzielt worden ist, beginnt das Rindengewebe der Wurzel abzusterben und der Korkmantel übernimmt den Schutz der Wurzel nach Eintritt des Dickenwachstums derselben.

Die Stele.

Der aus der Initiale des Pleroms entstehende Zentralteil der Wurzel besteht in frühen Stadien aus fünf Zellagen. Die

zwei innersten stellen das Procambium des Xylems dar. Hier werden Spiral- und Ringgefäße angelegt (x_1, Fig. 10, 11, 12, 13, 14). In der dritten Lage des Pleroms treten vier Prokambialstränge auf, welche die Phloemelemente ergeben (ph_1, Fig. 10, 11, 12, 13, 14). So entwickelt sich eine primäre, tetrarche Stele, indem durch die Tätigkeit des dritten Zellringes (c_1, Fig. 10, 11, 13) zentripetal einfache Holzgefäße

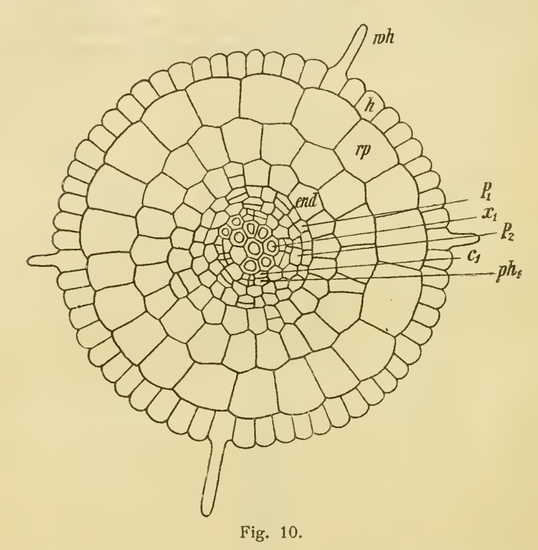


Fig. 10.

mit totaler Auflösung der Querwände und zentrifugal weitere Phloemelemente an den erwähnten vier Stellen der Prokambienstreifen angelegt werden.

Die zwischen diesen Partien gelegenen Abschnitte des dritten Zellringes entwickeln sich gleichzeitig mit und lassen radiale Reihen parenchymatischer Natur entstehen. Hier tragen also nur die intrafaszikulären Kambien zur Entwicklung der tetrarchen Stele bei, während die kambiale Tätigkeit in den den primären Markstrahlen des Sprosses entsprechenden Teilen nur indifferentes Gewebe ausbildet, das eine unverholzte Grundmasse darstellt. Sobald die Stele auf diese Weise einige

Mächtigkeit erlangt hat, hört die Tätigkeit der Kambien auf und es bildet sich nun in der vierten Zellage des Pleroms das Pericambium II (P_2, Fig. 10, 11, 12, 13), in der fünften das Pericambium I (P_1, Fig. 10, 11, 12, 13). Ersteres bettet die Stele in prosenchymatisches Grundgewebe ein und legt nach außen vorrückend analog dem Dickenwachstum des Sprosses verstreute Gefäßbündel in der holzigen Grundmasse

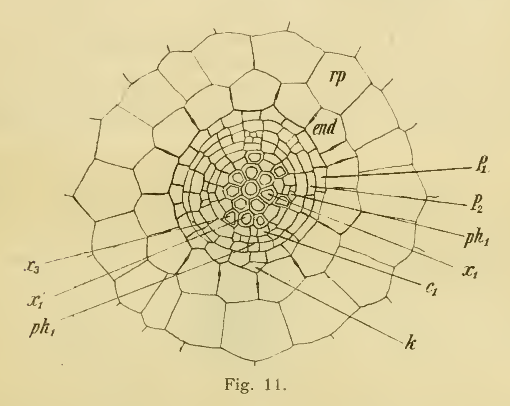


Fig. 11.

an. Gleichzeitig verholzen auch die erwähnten parenchymatischen Komplexe zwischen den Phloempartien der tetrarchen Stele, welche den primären Markstrahlen entsprechen. Die nach außen entwickelte sekundäre Rinde ist auch bei der Wurzel auf wenige Zellen beschränkt. Das Pericambium I ergibt als Phellogen (P_1, Fig. 10, 11, 12, 13) einen Korkmantel um den Zentralzylinder, der nach Absterben der primären Rinde als Hautgewebe fungiert.

Querschnitte durch ältere Wurzeln (Fig. 14) und ältere Stämme unterscheiden sich also nur im zentralen Teile, wo bei ersteren die holzige Grundgewebemasse, bei letzteren die Reste des innersten Markes sich vorfinden.

Die von Fron (Solereder, p. 265) und Fraine gemachten Angaben über den diarchen Aufbau des Zentralzylinders bei der Gattung *Salicornia* können demnach nicht auch für *Arthrocnemum* gelten.

Aus dem Pericambium II nehmen auch die Seitenwurzeln ihren Ursprung, indem hier frühzeitig ein Vegetationspunkt angelegt wird, dessen Pleromteil sich als Tracheidenkomplex an die entsprechenden Elemente der Stele angliedert und mit seinen Bastpartien an jene des Zentralzylinders anschließt. In Aufbau und Wachstumsvorgängen gleichen die Nebenwurzeln der Hauptwurzel völlig.

III. Die Anatomie des Keimlings.

Der bogig gekrümmte Embryo verläßt den Samen als Keimling, dessen Cotyledonen über der Plumula zusammen-

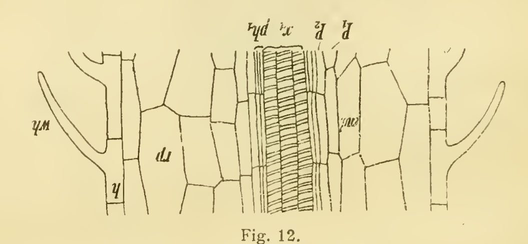


Fig. 12.

geklappt sind, während das langgestreckte Hypocotyl in einer scharf abgesetzten Radicula endigt. Die Cotyledonen bleiben lange Zeit erhalten und besitzen das Aussehen von monosymmetrischen, fleischigen Blättern, deren Oberseite Stommata (*sp*$_3$, Fig. 8) aufweist, die sich von denen des Sprosses durch geringe Cutinisierung und oberflächliche Lage unterscheiden. Untersucht wurden allerdings nur Keimlinge aus den erwähnten Kulturen, weshalb diese Verhältnisse auch sekundäre Veränderungen bei geänderten äußeren Umständen bedeuten können.

Unter dem oberseitigen Hautgewebe (*epo*, Fig. 8) liegt ein Palissadenparenchym mit tiefreichenden Atemhöhlen (*a*$_2$, Fig. 8). Die Zellen dieses Gewebes besitzen Chlorophyll, wenn auch in geringerer Menge als beim Sprosse. Gewöhnlich tritt das Palissadengewebe der Cotyledonen (*pa*$_3$, Fig. 8) zwei Zellagen mächtig auf und die kultivierten Exemplare besitzen

in demselben keine Spikularzellen, was wieder mit den veränderten Lebensbedingungen zusammenhängen kann. Den größten Teil des Mesophylls nimmt ein hyalines, großzelliges Gewebe (w_3, Fig. 8) ein, in welchem die Verzweigungen der Cotyledonenstränge verlaufen (l_2, Fig. 8), um im Palissadenparenchym zu endigen.

Das Hautgewebe der Unterseite der Keimblätter (*epu*, Fig. 8) ist aus in der Längsrichtung gestreckten Zellen zusammengesetzt, welche in das Hautgewebe des Hypokotyls übergehen (*h*, Fig. 8). Ebenso strecken sich die Zellen des hyalinen Mesophylls in der Richtung der Achse und schließen sich an das Rindenparenchym (*rp*, Fig. 8) des Hypokotyls an.

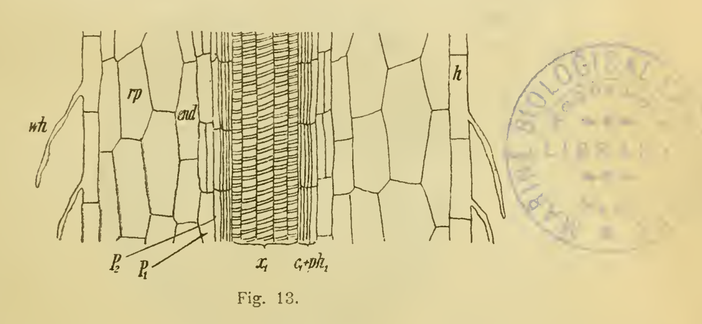


Fig. 13.

Dieses besteht aus vier bis fünf Zellagen, deren innerste eine Endodermis bildet (*end*, Fig. 8). Zentral liegt das diarche Leitbündel des Keimlings, das sich in zwei kollaterale Stränge spaltet, die in die beiden Kotyledonen auszweigen (l_1, Fig. 8) und sich daselbst verästeln (l_2, Fig. 8). Ähnlich wie die primäre Wurzel besitzen auch die ganz jungen Keimlinge einen Zentralzylinder, der aus fünf Zellagen besteht, deren zwei innerste zum primären Holzteil der Stele werden (x_1, Fig. 9), während in der dritten zwei gegenüberliegende Phloemstreifen (ph_1, Fig. 9) zur Ausbildung gelangen. Zwischen Phloem- und Xylemteil liegen primäre Kambien (c_1, Fig. 9). Auf die vierte und fünfte Zellage folgt die Anlage der Endodermis (*end*, Fig. 9), dann das Rindenparenchym (*rp*, Fig. 9) und das Hautgewebe (*h*, Fig. 9). Sobald sich die beiden Keim-

blätter geöffnet haben und die beiden Vegetationspunkte des Sprosses und der Wurzel in Tätigkeit getreten sind, beginnen im Zentralteil des Keimlings Veränderungen aufzutreten. In der diarchen Stele bilden sich in der dritten Zellage kreuzständig zu den vorhandenen Phloemanlagen zwei neue Kambialpartien, durch deren Tätigkeit die Stele tetrarch wird und den gleichen Charakter erhält, wie jene der Wurzel, an die sie sich anschließt. Der Anschluß an die vier Gefäßbündel

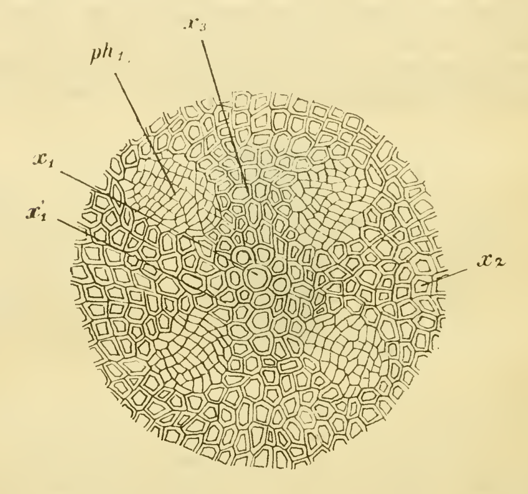


Fig. 14.

des Sprosses vollzieht sich derartig, daß die beiden Keimblattstränge sich mit den Gabelästen des einen Paares von den Leitbündeln in der Stele des Hypokotyls vereinigen, während das andere Paar ohne sich zu gabeln in die zuletzt angeleglen Teile der tetrarchen Stele übergeht.

Dieser Übergang des Leitungssystems in die Wurzel ist somit äußerst einfach und ist nicht mit van Tieghem's Typus III zu identifizieren, wie Fraine für die Gattung *Salicornia* gefunden hat (p. 340): »The cotyledons each contribute one bundle to the hypocotyl, almost immediately bifurcation takes place in the phloem, the metaxylem separates

into two parts and the half bundles thus formed rotate round the protoxylem until the latter is brought into the exarch position. The adjacent phloem groups next fuse, metaxylem elements are differentiated, and a typical diarch root is produced«.

Zusammenfassung und Schluß.

Für die Gattung *Arthrocnemum* Moqu. ergeben sich aus den angestellten Untersuchungen folgende charakteristische anatomische Merkmale:

1. Der aus einem deutlich differenzierten Vegetationspunkte sich entwickelnde Sproß stellt eine innige Zusammenfassung von Blatt und Stamm dar, so daß ein scheinbar blattloses, gegliedertes, sukkulentes Achsenorgan entsteht, das der Assimilation und Wasserspeicherung dient.

2. In dem Palissadengewebe der periblematischen Rinde finden sich normalerweise Spikularzellen als sekundär umgewandelte Parenchymzellen vor, welche einen Anschluß an die Gefäßbündelendigungen gewonnen haben.

3. Die vier primären, den Blattspursträngen entstammenden Gefäßbündel spalten sich paarweise beim Eintritte eines neuen Paares von Blattspursträngen abwechselnd, worauf ihre Gabeläste mit den median verlaufenden neuen Blattsträngen im Verlaufe des entsprechenden Internodiums nacheinander verschmelzen.

4. Das Dickenwachstum geht auf die Bildung eines Kambiumringes, des Perikambiums II, in der vorletzten Zellage des Zentralteiles nach außen zurück, indem sich die interfaszikulären Kambienstreifen mit extrafaszikulären Gruppen zu einem Ringe vereinigen, der unregelmäßig angeordnete sekundäre Bündel in einer prosenchymatischen Grundmasse zentripetal anlegt. Aus der äußersten Zellage des Zentralteiles geht ein Phellogenring, das Perikambium I, hervor und führt die Scheidung zwischen dem pleromatischen Stamme und der periblematischen grünen Rinde herbei, welche Erscheinung als Laubfall anzusprechen ist.

5. Die vier Gefäßbündel des Stammes konvergieren im Hypokotyl und vereinigen sich nach Spaltung und erneuter

Fusion zwecks Aufnahme der Keimblattstränge des einen Paares zu einer tetrarchen Stele, welche sekundär aus der diarchen des Keimlings entsteht und sich unmittelbar in die Wurzel fortsetzt.

6. Die Kotyledonen stellen fleischige Blätter mit oberseitigem Assimilationsgewebe und Spaltöffnungen dar, in denen sich die von der diarchen primären Stele des Embryos auszweigenden beiden Stränge verästeln, während die Rinde des Hypokotyls keine leitenden Elemente aufweist.

7. Die Wurzelstele wird vom Vegetationspunkte der Wurzel aus tetrarch angelegt, besitzt dieselben Perikambien I und II wie der Zentralteil des Sprosses und gleicht diesem völlig im Dickenwachstum. Aerenchymatische Gewebe gehen der Wurzel ab.

Die Arten der Gattung *Arthrocnemum* Moqu. sind Bewohner des Meeresstrandes und verteilen sich auf folgende Gebiete:

A. ambiguum Moq.; Australien.
A. arbuscula Moq.; südliches Neu-Holland, Süd-Australien, Viktoria.
A. coralloides Losc.; Spanien.
A. glaucum Del.; Küstengebiet der Adria, des mittelländischen und ägäischen Meeres.
A. indicum Moq.; Viktoria, Tasmanien, Ceylon, Senegal.
A. macrostachyum Bung.; Mittelmeergebiet.

Alle diese Arten umfassen typische Halophyten, welche sich an einen an Natriumchlorid und Nitraten reichen Boden extrem angepaßt haben. Mit dieser Lebensweise stehen die anatomischen Anomalien, die Reduktion der transpirierenden Oberfläche, die Einsenkung und eigenartige Ausbildung der Spaltöffnungen, das Auftreten des Wassergewebes, von Spikularzellen und Stereiden augenscheinlich im engsten Zusammenhange. Soweit die von mir angestellten Kulturversuche zu Schlüssen berechtigen, ist die physiologische Trockenheit des Standortes verbunden mit optimalem Transpirationsbedingungen der letzte Grund dieser xerophytischen Merkmale. So zeigte der Sproß von *A. glaucum*, in dampfgesättigter Luft gezüchtet

bedeutende Verlängerung der Internodien, Abflachung nach der Ebene der Blattspitzen, welch letztere deutlichen Blattcharakter entwickelten und morphologisch den Keimblättern ähnelten, Reduktion der Spikularen und Stereiden und fortschreitende Beschränkung des Wassergewebes auf die fleischigen Blätter, was wiederum für den phyllomatischen Charakter des ersteren zeugt. Die Cutinisierung der Epidermis war gering und die Spaltöffnungen lagen oberflächlich. Auch ging der Charakter der Pfahlwurzel verloren und es trat reichliches Wurzelwerk auf.

Diese leichte Veränderlichkeit der Anpassungsmerkmale bei Änderung der äußeren Lebensbedingungen läßt die Vermutung berechtigt erscheinen, daß die sukkulente Salicornieen-Form verhältnismäßig jung sein müsse, da eine so leichte und rasche Variabilität älteren Typen abzugehen pflegt. Deshalb trage ich Bedenken, mit Volkens (Chenopod. p. 51) diese Formen als Relikte einer alten Chenopodiaceen-Vegetation anzusehen. Sicher ist aber, daß der Tribus der *Salicornieae* in den Gattungen *Arthrocnemum* und *Salicornia* seine extremsten Anpassungsformen darbietet, zu welchen die Gattungen *Halopeplis* und *Halocnemum* mit zunehmender Artikulation und Sukkulenz des Sprosses den Übergang bilden.

Zum Schlusse sei es mir noch gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Prof. Dr. Ritter Beck v. Mannagetta und Lerchenau, für die vielfachen Anregungen und freundlichen Unterstützungen, unter denen vorliegende Arbeit gedieh, an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen.

Literatur.

Beck v. Mannagetta-Reichenbach. Icones Florae Germanicae et Helveticae, Vol. XXIV (Leipzig und Gera 1909).

Dangeard, Structur des *Salicornieae* (Bull. soc. bot. de France. 1888, p. 157—160).

Fraine, The anatomy of the genus *Salicornia* (Journal of Linnean society, 1913, *41*, 317 bis 350).

Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie (Leipzig 1909).

Index Kewensis, Fasc. I, IV (Oxford 1893).

Leisering, Über die Korkbildung bei den Chenopodiaceen Ber. der Deutsch. bot. Ges., Bd. XVII, 251 ff.).

Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen (Stuttgart 1899).

Derselbe, Ergänzungsband zur systematischen Anatomie (Stuttgart 1908).

Schimper, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage (Jena 1898).

Volkens, *Chenopodiaceae* in Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien (3. Teil, 1. Abteilung *a*, Leipzig 1893).

Derselbe, Standort und anatomischer Bau (Jahrb. Berlin. Gart., 1884, 37 ff.).